

Anatomía comparativa de la lámina foliar y sistemática en la subtribu neotropical Mauritiinae (Arecaceae, Calamoideae)

LORENA I. GUEVARA¹, FRED W. STAUFFER² Y DAMELIS J. JÁUREGUI¹

¹Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Apartado postal 4579, Maracay 2101, Aragua, Venezuela; e-mail: loisag@gmail.com, jaureguid@gmail.com

²Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Université de Genève, laboratoire de systématique végétale et biodiversité, Ch. de l'Impératrice 1, CP 60, CH-1292 Chambésy, Genève, Switzerland; e-mail: fred.stauffer@ville-ge.ch

Resumen. Se presenta el primer estudio comparativo de la anatomía de la lámina foliar en la subtribu Mauritiinae (Arecaceae) que incluye a todos los géneros y la mayoría de las especies reconocidas para el grupo. La anatomía foliar define con claridad a estas palmas neotropicales y permite la identificación de dos grupos: *Lepidocaryum* se distingue por la presencia de un mesófilo homogéneo, mientras que el grupo formado por *Mauritia* y *Mauritiella* comparte la presencia de un mesófilo diferenciado en parénquima en empalizada y esponjoso. Nuestro estudio apoya los arreglos propuestos en las más recientes filogenias moleculares que han incluido a los tres géneros; sin embargo, no logró identificar caracteres lo suficientemente concluyentes para una separación específica.

Palabras clave: Anatomía foliar, Arecaceae, Calamoideae, Mauritiinae, Sistemática.

Abstract. This represents the first comparative study of the leaf anatomy within the subtribe Mauritiinae (Arecaceae) and includes all three genera and most of the recognized species. The leaf blade anatomy clearly defines these neotropical palms and allows the identification of two groups: *Lepidocaryum* can be separated by its homogeneous mesophyll, while the group formed by *Mauritia* y *Mauritiella* has the shared presence of a differentiated mesophyll into palisade and spongy parenchyma. Our study supports the topologies of the most recent molecular phylogenies that include these three genera; however we did not identify characters that are sufficiently variable for species identification.

Mauritiinae pertenece a la tribu Lepidocar-
yeae, subfamilia Calamoideae de las Arecaceae
(Dransfield et al., 2008a). La presencia de
escamas imbricadas en el ovario y el fruto ha
sido considerada como uno de los caracteres
más sólidos para la rápida identificación de los
taxa pertenecientes a esta subfamilia (Uhl &
Moore, 1971; Moore, 1973; Dransfield et al.,
2008a; Guevara et al., in prep.). Mauritiinae
está conformada por *Lepidocaryum* Mart.,
Mauritia L. f., y *Mauritiella* Burret; sus siete
especies se encuentran ampliamente distribui-
das al norte de Suramérica y la mayoría se

concentra en la región Amazónica (Henderson
et al., 1995). Vale la pena resaltar que reciente-
mente Bernal and y Galeano (2010) retomaron
a *Mauritiella pumila* como especie distinta. Son
palmas dioicas, con hojas costapalmadas y
hábito que varía desde palmas relativamente
pequeñas del sotobosque (*Lepidocaryum*) hasta
especies de hábito moderado (*Mauritiella*) y
alto (*Mauritia*), bien representadas en los
bosques ribereños y sabanas (Uhl & Dransfield,
1987). Henderson et al. (1995) indicaron que
Lepidocaryum tenue es una especie variable y
compleja para la que se ha identificado tres

variedades, las cuales pueden ser reconocidas en cierta medida por el número de segmentos foliares y número de ramas de primer orden en la inflorescencia.

Las relaciones taxonómicas de los géneros en las Mauritiinae han sido objeto de diferentes discusiones. Wessels Boer (1965) señaló que los tres géneros forman en realidad uno solo, argumentando que las diferencias entre ellos son de tipo gradual más que fundamental. Asimismo, Balick (1981) indicó que *Mauritiella* debía ser transferida a *Mauritia*, por la falta de consistencia en el carácter ubicación del embrión en la semilla, que se utiliza para distinguirlos. Sin embargo, en la actualidad Dransfield et al. (2008a) sugirieron mantener los tres géneros, y en el caso de *Mauritia* y *Mauritiella*, apoyaron su separación en diferencias relacionadas a la agrupación de las flores y el hábitat.

Desde el punto de vista de la filogenia molecular, con el uso de caracteres morfológicos y de secuencias de regiones del ADN nuclear y cloroplástico, la monofilia y las relaciones genéricas dentro de Mauritiinae se encuentran resueltas, siendo *Lepidocaryum* hermana del clado formado por *Mauritia* y *Mauritiella*; la posición de *Raphia* P. Beauv. (Raphiinae) como género hermano de las Mauritiinae está moderadamente apoyada, encontrándose las bases morfológicas de esta relación poco investigadas (Baker et al., 1999, 2000a, 2000b, 2009).

Se han realizado diversos estudios de la anatomía foliar en diferentes grupos de las Arecaceae. Tomlinson (1961) publicó el trabajo que ha representado hasta ahora la revisión más completa sobre este tema, en la cual estudió una cantidad considerable de géneros y especies tomando en consideración relaciones sistemáticas entre los mismos. Esta contribución incluyó dos de los tres géneros de la subtribu Mauritiinae y sólo dos de las siete especies actualmente reconocidas para el grupo. En 1990, Tomlinson describió las características generales de la anatomía de la lámina foliar en las palmas. Recientemente Horn et al. (2009), estudiaron los patrones evolutivos de algunos caracteres anatómicos de la lámina foliar en miembros de la familia, relacionándolos con aspectos biomecánicos y ecofisiológicos, encontraron, entre otras

cosas, que éstos son altamente homoplásicos y que la morfología de la lámina evoluciona independientemente de su anatomía. Sin embargo, desde el punto de vista taxonómico, la anatomía foliar ha demostrado gran utilidad, tal como lo demuestran trabajos sobre *Syagrus* Mart. (Glassman, 1972), *Hyophorbe* C. F. Gaertn. (Uhl, 1978), *Jubaeopsis craffra* Becc. (Robertson, 1978), *Sabal* Adans. (Pérez & Rebollar, 2003), Chuniophoeniceae J. Dransf. et al. (Dransfield et al., 2008b) y *Oenocarpus* Mart. (Silva & Potiguara, 2008). Dentro de las Calamoideae, Passos y and Mendoça (2006) compararon la epidermis foliar de *Mauritia flexuosa* L. f. en tres fases de crecimiento y no encontraron diferencias significativas en la anatomía o en la cantidad de estomas.

En este trabajo se realiza un análisis comparativo de la estructura anatómica de la lámina foliar de seis de las siete especies que componen la subtribu Mauritiinae, con el objetivo de establecer caracteres que contribuyan a su separación taxonómica. Esta investigación es parte de un proyecto más amplio sobre la sistemática del grupo que incluye adicionalmente la estructura floral y la filogenia morfológica y molecular para las especies presentes en Venezuela (Guevara et al., in prep.).

Materiales y métodos

Se extrajeron y fijaron en FAA (etanol 70%+ ácido acético glacial + formalina + agua destilada), porciones centrales de segmentos foliares de individuos de *Lepidocaryum tenue* (posiblemente var. *casiquiarensis*), *Mauritia carana*, *Mauritia flexuosa*, *Mauritiella aculeata*, *Mauritiella armata* y *Mauritiella pumila* (Bernal & Galeano, 2010) en los alrededores de Puerto Ayacucho y Maroa, Estado Amazonas, Venezuela (Tabla I); los especímenes de comprobación se encuentran depositados en los herbarios MY y VEN. La única especie de la subtribu no representada en este estudio es *Mauritiella macroclada* (Burret) Burret de la costa pacífica de Colombia que no pudo ser colectada, ya que en este estudio se intentó trabajar exclusivamente con material fresco para lograr obtener el mayor número de caracteres posibles. La identificación de las especies se hizo a través de las claves propuestas por Henderson (1995), Henderson et al.

TABLA I
LISTA DEL MATERIAL UTILIZADO EN EL ESTUDIO ANATÓMICO FOLIAR EN MAURITIINAE.

Especie	Colectores	número de colección	Lugar colección
<i>Lepidocaryum tenue</i>	Guevara, Lattke & Cayupare	83, 84	Caño San Miguel, Estado Amazonas
<i>Mauritia carana</i>	Guevara, Gómez & Gómez	63	Carretera Maroa – Yavita, Estado Amazonas
<i>Mauritia flexuosa</i>	Guevara, Gómez & Jáuregui	49, 50	Vía Samariapo – Sipapo, Estado Amazonas
<i>Mauritiella aculeata</i>	Guevara, Lattke & Cayupare	82	Caño Pimichín, Estado Amazonas
<i>Mauritiella armata</i>	Guevara, Gómez & Gómez	62, 67	Carretera Maroa – Yavita, Estado Amazonas
<i>Mauritiella pumila</i>	Guevara, Gómez & Gómez	58	Carretera Maroa – Yavita, Estado Amazonas
<i>Mauritiella pumila</i>	Guevara & Lattke	65	Carretera Maroa – Yavita, Estado Amazonas

(1995) y Stauffer (2000), así como a través del estudio de los especímenes depositados en los herbarios AAU, BM, GH, K, MY, MYF, P, TFAV y VEN.

El procesamiento anatómico fue efectuado en el Laboratorio de Morfoanatomía Vegetal “Profesor Antonio Fernández” del Instituto de Botánica Agrícola de la Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay. Se prepararon láminas semipermanentes con cortes transversales a mano alzada y porciones epidérmicas obtenidas a través de macerado con hipoclorito de sodio al 5.5 % (Johansen, 1940). Tanto las secciones transversales como las epidermis fueron teñidas con azul de toluidina acuosa (0.01%), y montadas utilizando una solución de glicerina-agua (1:1). La primera autora realizó los dibujos esquemáticos con cámara clara. Se tomaron fotografías utilizando una cámara digital adaptada a un microscopio óptico.

Anatomía de la Lámina Foliar de la Subtribu Mauritiinae

Descripción general.– Lámina foliar con células epidérmicas de pared superficial lisa y cutícula engrosadas, a veces papilosa en la epidermis abaxial, (Figs. 1, 2). Estomas (Figs. 3, 6, 7) escasos en la epidermis adaxial, abundantes en la abaxial, con cuernos cuticulares y células oclusivas al mismo nivel o por debajo de las células epidérmicas típicas (Fig. 3). Depositiones de cera en cantidades variables sobre la epidermis abaxial principalmente. En vista paradérmica (Figs. 6, 7) las

células epidérmicas típicas son alargadas en sentido longitudinal o equidimensionales, de paredes rectas a muy onduladas, generalmente más engrosadas en la cara adaxial. Estomas presentes generalmente en zonas intercostales, cercanos a las venas mayores y hacia los bordes. Aparato estomático con cuatro células subsidiarias, de las cuales las más externas tienen forma de semi-luna o trapezoidal, con paredes lisas a profundamente onduladas y las laterales rectangulares o equidimensionales, a veces con la pared externa convexa. Presencia de hipodermis hacia ambas epidermis, compuesta por células parenquimáticas generalmente sin cloroplastos que alternan con paquetes de fibra, interrumpida en la zona de haces vasculares mayores. Mesofilo equifacial o bifacial, con tendencia a ser compacto. Paquetes de fibra no vasculares de pocas células, dispersos en el mesofilo en casi todas las especies. Haces vasculares menores dispuestos hacia la cara abaxial, rodeados por una vaina externa parenquimática y una interna esclerenquimática de una a varias capas, dependiendo del tamaño del haz vascular. Los haces vasculares mayores se encuentran conectados a ambas epidermis bien sea por medio de fibras o por macroesclereidas en casi todas las especies, el floema generalmente está dividido en dos porciones por la presencia de una columna de células esclerenquimáticas. La vena media (Fig. 4) se proyecta hacia la cara adaxial o hacia ambas caras, generalmente de contorno romboidal, con 1 a 8 haces vasculares, rodeados por una vaina de

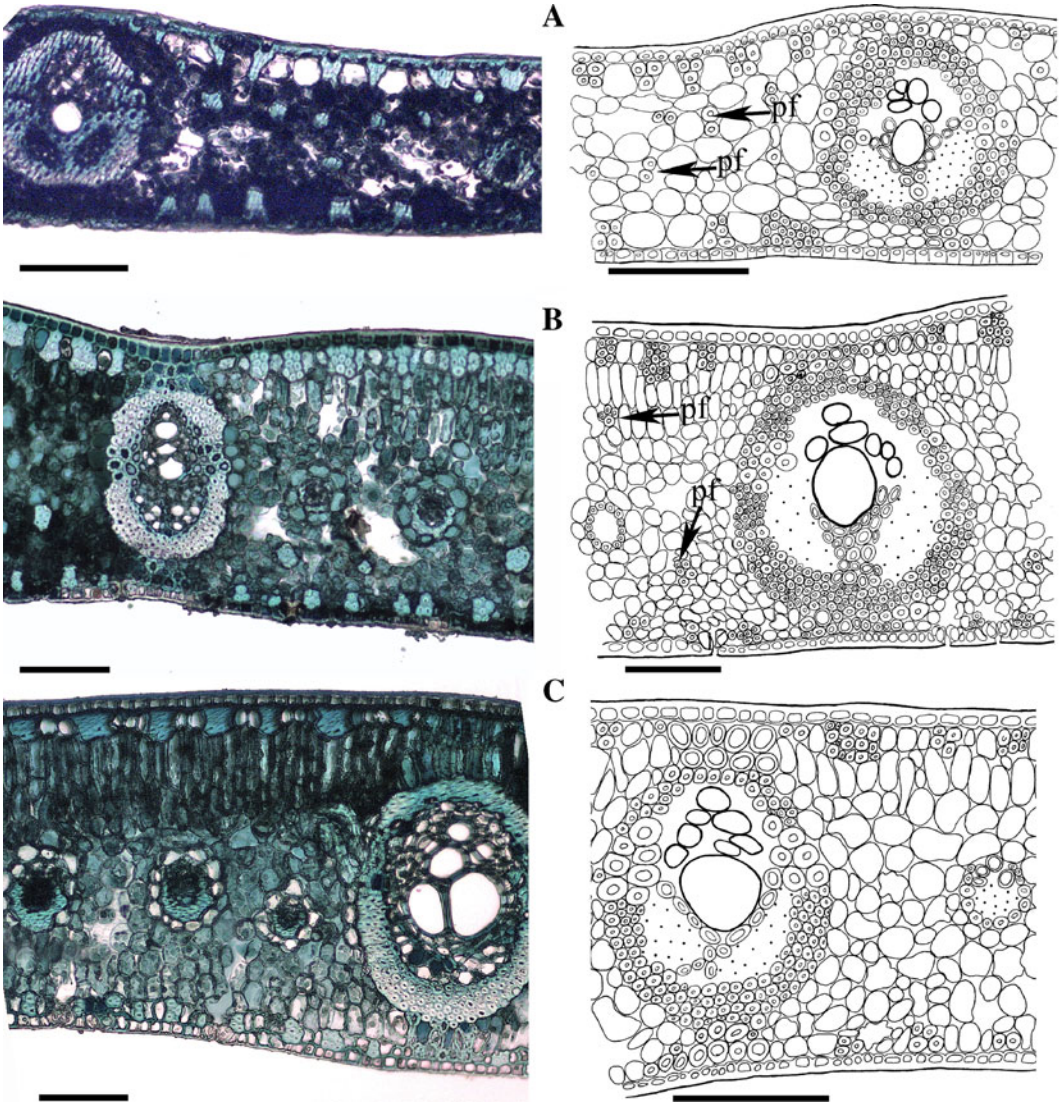


FIG. 1. Secciones transversales de las semiláminas foliares, epidermis adaxial ubicada hacia arriba. A. *Lepidocaryum tenue* (Guevara et al. 84, MY). B. *Mauritia carana* (Guevara et al. 63, MY). C. *Mauritia flexuosa* (Guevara et al. 50, MY). pf: paquetes de fibra en el mesofilo. Barras: 100 μ m.

fibras e interrumpida por células esclerenquimáticas de mayor diámetro hacia el xilema, con lumen igualmente mayor, donde son evidentes las punteaduras. Generalmente se encuentran haces vasculares pequeños rodeando el conjunto central. Borde foliar (Fig. 5) redondeado o con forma triangular, con 2 o 3 haces vasculares, siendo el o los dos más externos, de

tamaño menor, los paquetes de fibra de la hipodermis de esta región contienen mayor cantidad de células. Presencia de células con cuerpos de sílice asociados al esclerénquima que rodea los haces vasculares y a los paquetes de fibras, incluyendo los que componen a la hipodermis. En este último caso, las células con cuerpos de sílice siempre están en posición subepidérmica.

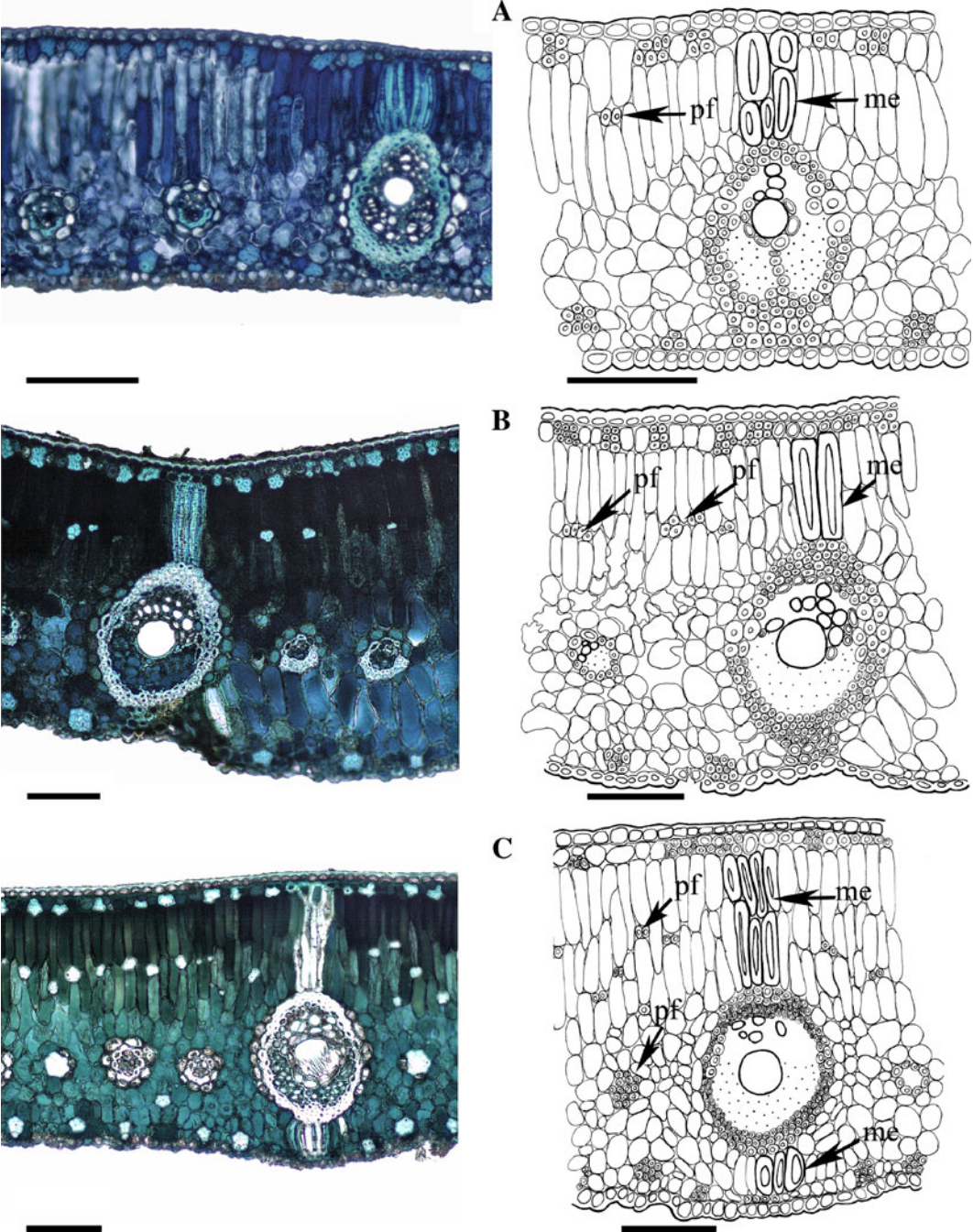


FIG. 2. Secciones transversales de las semiláminas foliares, epidermis adaxial ubicada hacia arriba. **A.** *Mauritiella aculeata* (Guevara et al. 82, MY). **B.** *Mauritiella armata* (Guevara et al. 62, MY). **C.** *Mauritiella pumila* (Guevara et al. 58, MY). pf: paquetes de fibra en el mesofilo; me: macroesclereidas. Barras: 100 μ m.

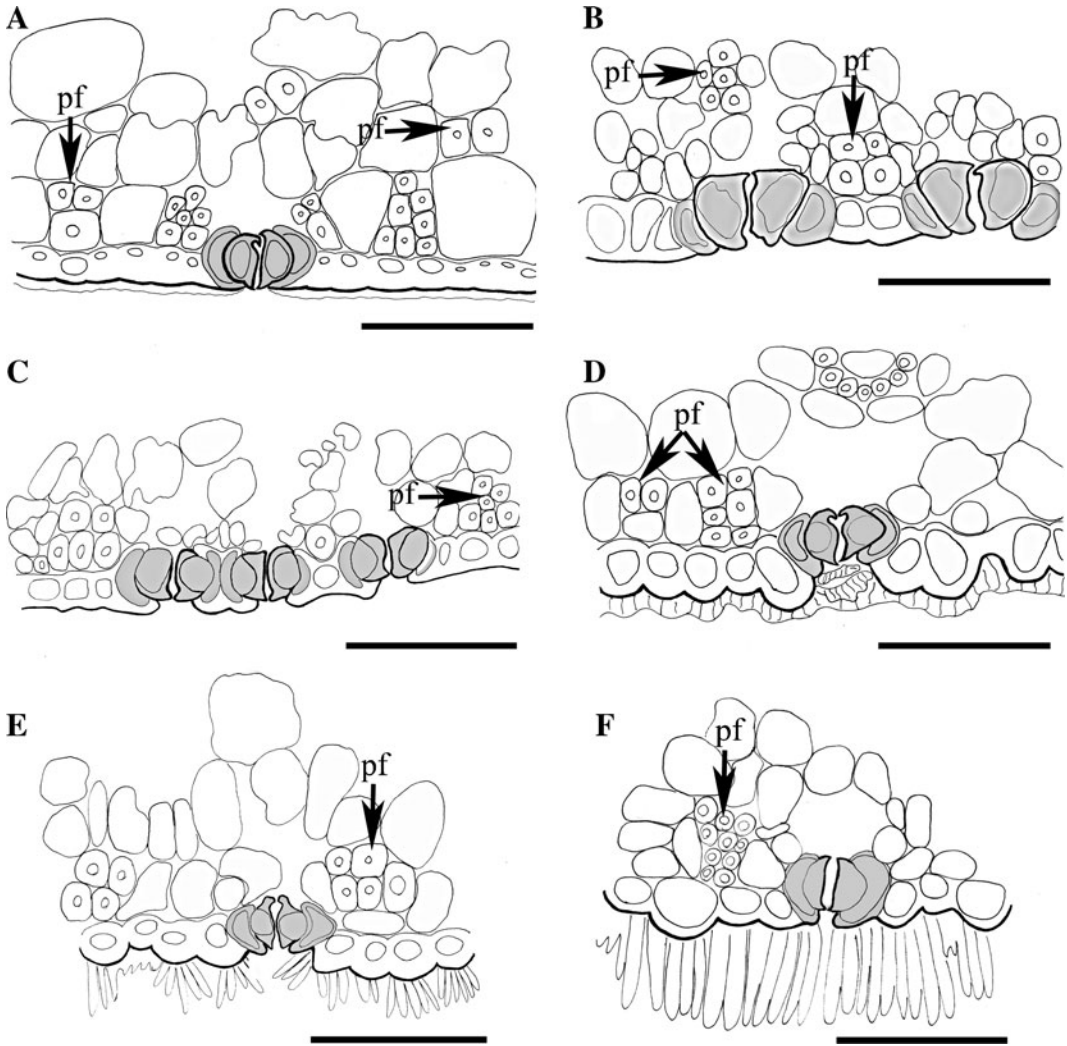


FIG. 3. Detalles en sección transversal de los estomas en la epidermis abaxial. A. *Lepidocaryum tenue* (Guevara et al. 84, MY). B. *Mauritia carana* (Guevara et al. 63, MY). C. *Mauritia flexuosa* (Guevara et al. 50, MY). D. *Mauritiella aculeata* (Guevara et al. 82, MY). E. *Mauritiella armata* (Guevara et al. 62, MY). F. *Mauritiella pumila* (Guevara et al. 58, MY). pf: paquetes de fibra. Barras: 50 μ m.

Clave Genérica Anatómica de la Lámina Foliar para la subtribu Mauritiinae

1. Mesofilo homogéneo *Lepidocaryum*
1. Mesofilo diferenciado en parénquima en empalizada y parénquima esponjoso.
 2. Parénquima en empalizada formado por una a tres capas de células alargadas, células oclusivas por debajo del nivel general de las células típicas, presencia de macrosclereidas hacia la cara adaxial en los haces vasculares mayores, a veces hacia ambas caras. Células epidérmicas típicas abaxiales con paredes superficiales convexas. Cera filiforme abundante en la epidermis abaxial *Mauritiella*

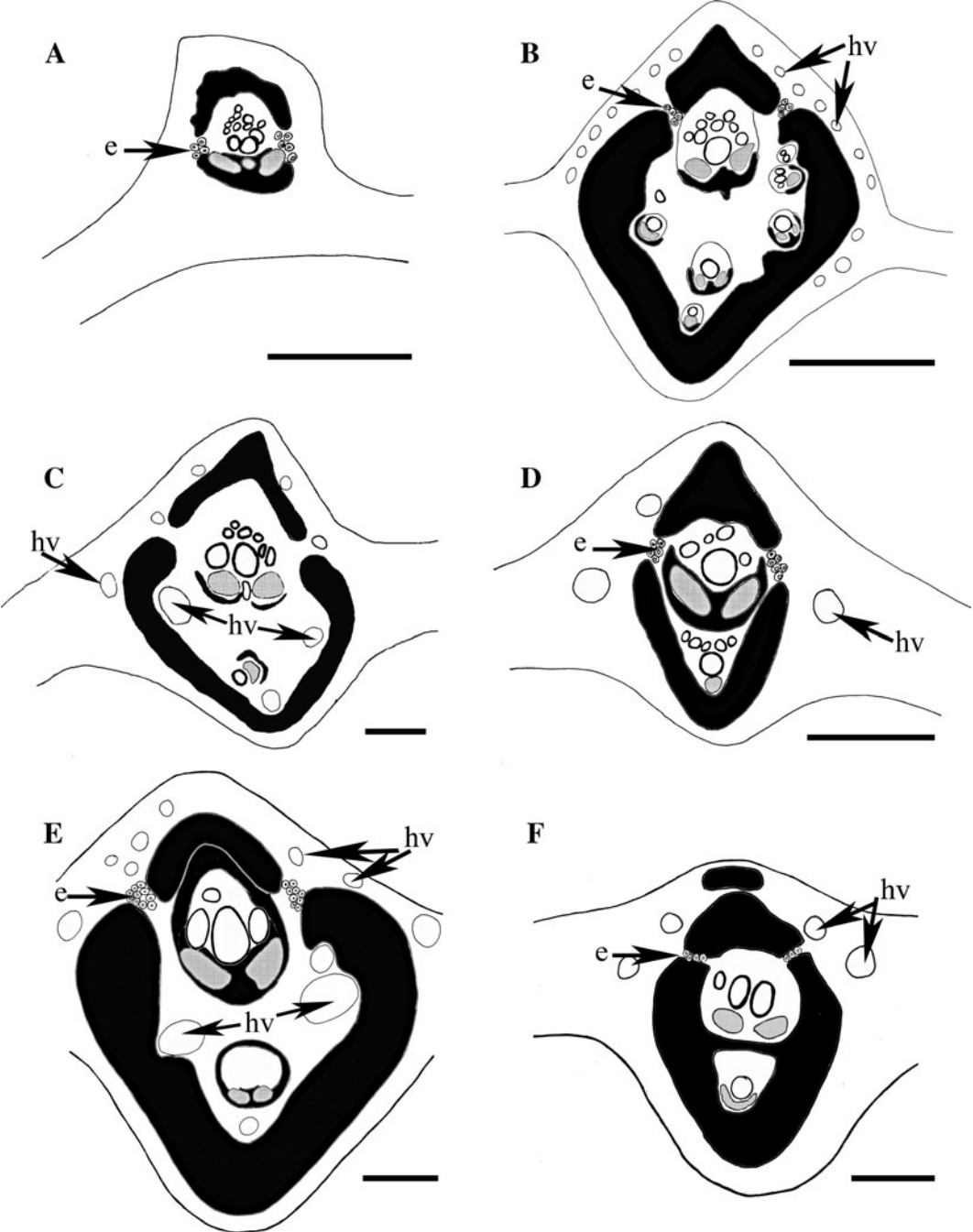


FIG. 4. Esquemas de las venas medias foliares. **A.** *Lepidocaryum tenue* (Guevara et al. 83, MY). **B.** *Mauritia carana* (Guevara et al. 63, MY). **C.** *Mauritia flexuosa* (Guevara et al. 49, MY). **D.** *Mauritiella aculeata* (Guevara et al. 82, MY). **E.** *Mauritiella armata* (Guevara et al. 62, MY). **F.** *Mauritiella pumila* (Guevara et al. 58, MY). Porciones rellenas de gris: floema; porciones rellenas de negro: esclerénquima; e: células esclerenquimáticas con lumen mayor; hv: haces vasculares de menor tamaño; Barras: A, C, D y E=300 μ m, B=1 mm.

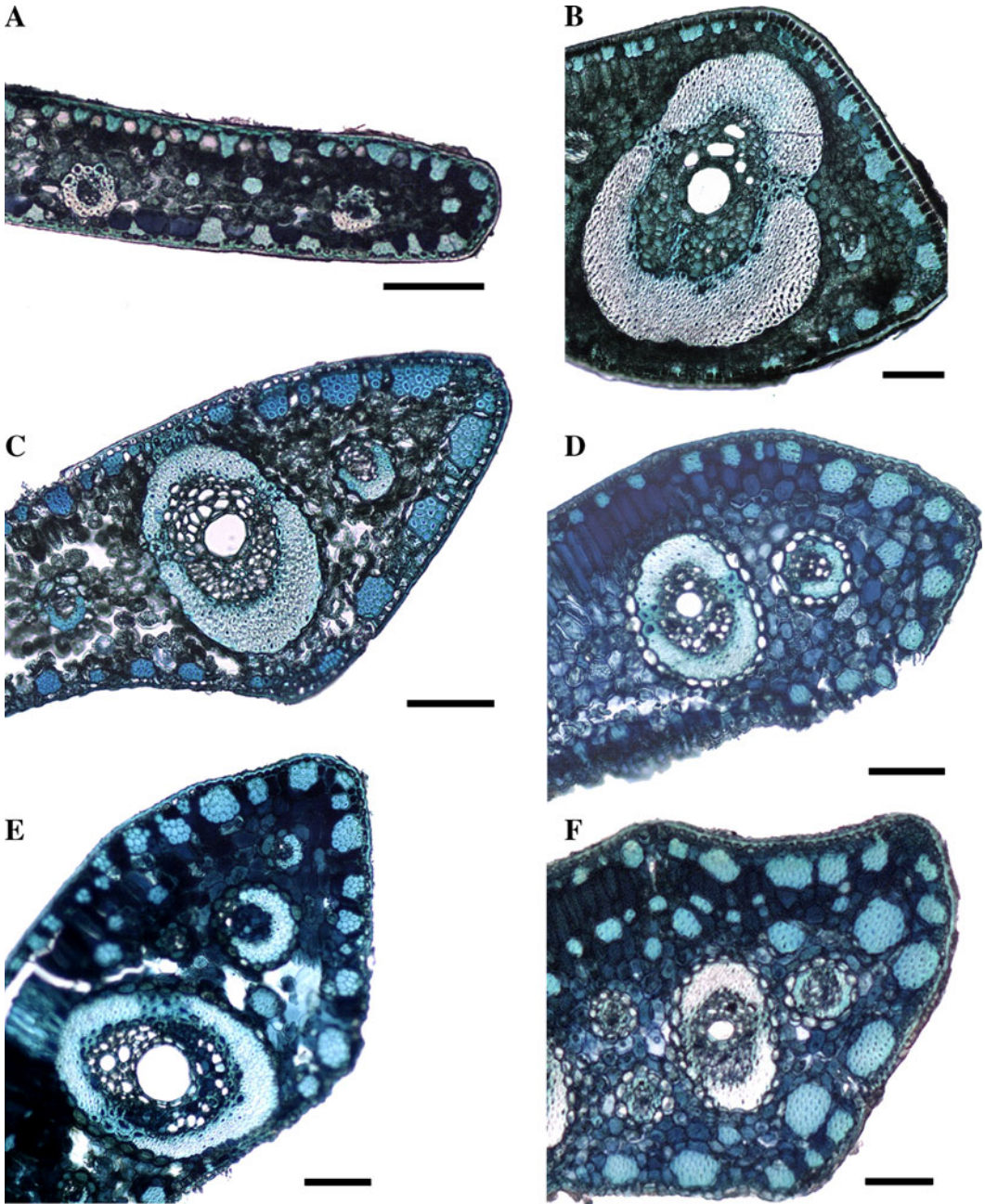


FIG. 5. Secciones transversales de los bordes foliares. A. *Lepidocaryum tenue* (Guevara et al. 84, MY). B. *Mauritia carana* (Guevara et al. 63, MY). C. *Mauritia flexuosa* (Guevara et al. 50, MY). D. *Mauritiella aculeata* (Guevara et al. 82, MY). E. *Mauritiella armata* (Guevara et al. 62, MY). F. *Mauritiella pumila* (Guevara & Lattke 65, MY). Barras: 100 μ m.

2. Parénquima en empalizada formado por una a dos capas de células cortas, células oclusivas ligeramente por debajo del nivel general de las células epidérmicas típicas, ausencia de macroesclereidas hacia la cara adaxial en los haces vasculares mayores. Células epidérmicas típicas abaxiales con paredes superficiales rectas. Cera en epidermis adaxial poco abundante sin ornamentación *Mauritia*

Descripción anatómica de las especies

Lepidocaryum tenue Mart.—Sección transversal (Figs. 1A, 3A): Contorno epidérmico recto. Epidermis abaxial compuesta por células cuadrangulares, paredes y cutícula menos engrosadas que las adaxiales. Ambas epidermis muestran células de tamaño y forma homogéneos. Estomas con células oclusivas y subsidiarias al mismo nivel que las células típicas. Hipodermis con células similares hacia ambas epidermis. Mesofilo equifacial, con pocas capas de células clorénquimáticas redondeadas a ligeramente irregulares. Las células hacia la cara adaxial son más compactas y presentan mayor cantidad de cloroplastos. Paquetes de fibras con 1–3 células pequeñas, e idioblastos de células taníferas dispersos en el mesofilo. Haces vasculares menores dispuestos hacia la cara abaxial; los mayores no se encuentran conectados a las epidermis, no se les diferencia claramente la vaina parenquimática y se aprecia el floema dividido en dos porciones. Vena media (Fig. 4A) de contorno triangular a cuadrangular, proyectada hacia la cara adaxial, formada por un solo haz vascular con floema dividido en tres porciones. Borde foliar (Fig. 5A) redondeado, compuesto por un haz vascular grande y uno pequeño terminal, la hipodermis en esta zona presenta paquetes de fibra con mayor cantidad de células. Vista paradérmica (Fig. 6A, B): Células epidérmicas típicas rectangulares, alargadas, fuertemente onduladas. No se observaron diferencias entre el grosor de las paredes celulares de ambas superficies epidérmicas. Estomas en ambas caras, en mayor cantidad hacia la cara abaxial, con células oclusivas grandes en forma de domo. Las células subsidiarias de paredes muy onduladas, las células laterales más o menos equidimensionales, con pared superficial convexa. Cera epicuticular en la superficie epidérmica poco abundante.

Mauritia carana Wallace.—Sección transversal (Figs. 1B, 3B): Lámina de contorno

epidérmico liso. Epidermis adaxial y abaxial con células cuadrangulares, de paredes engrosadas uniformemente, cutícula igualmente engrosada. Estomas con células oclusivas y subsidiarias ligeramente por debajo del nivel de las células epidérmicas típicas. Hipodermis con células similares hacia ambas epidermis. Mesofilo bifacial. El parénquima esponjoso ocupa más de la mitad del mesofilo, y está compuesto por células redondeadas a ligeramente irregulares, con abundantes espacios intercelulares. El parénquima en empalizada está formado por dos capas de células ligeramente alargadas. Haces vasculares menores hacia la cara abaxial. En los haces vasculares aprecia el floema dividido en dos porciones. Vena media (Fig. 4B) de contorno romboidal, proyectándose hacia ambas epidermis, formada por un haz vascular principal ubicado hacia la cara adaxial y unos siete haces vasculares más pequeños. Haces vasculares pequeños rodeando el gran grupo central. Borde foliar (Fig. 5B) de forma triangular, compuesto por un haz vascular grande y uno pequeño terminal, la hipodermis en esta zona presenta paquetes de fibra con mayor cantidad de células. Vista paradérmica (Fig. 6C, D): Células epidérmicas típicas cuadrangulares y rectangulares, con paredes ligeramente onduladas. Células epidérmicas abaxiales más alargadas que las adaxiales. Estomas abundantes en la cara abaxial y escasos en la adaxial, compuestos por células oclusivas pequeñas, y células subsidiarias de paredes ligeramente onduladas, las subsidiarias laterales con forma rectangular, a veces equidimensional. Cera epicuticular densa cubriendo la epidermis abaxial incluyendo al aparato estomático.

Mauritia flexuosa L. f.—Sección transversal (Figs. 1C, 3C): Lámina de contorno epidérmico liso. Estomas con células oclusivas ubicadas ligeramente por debajo del nivel de las células subsidiarias y de las células típicas. Las células subsidiarias se curvan

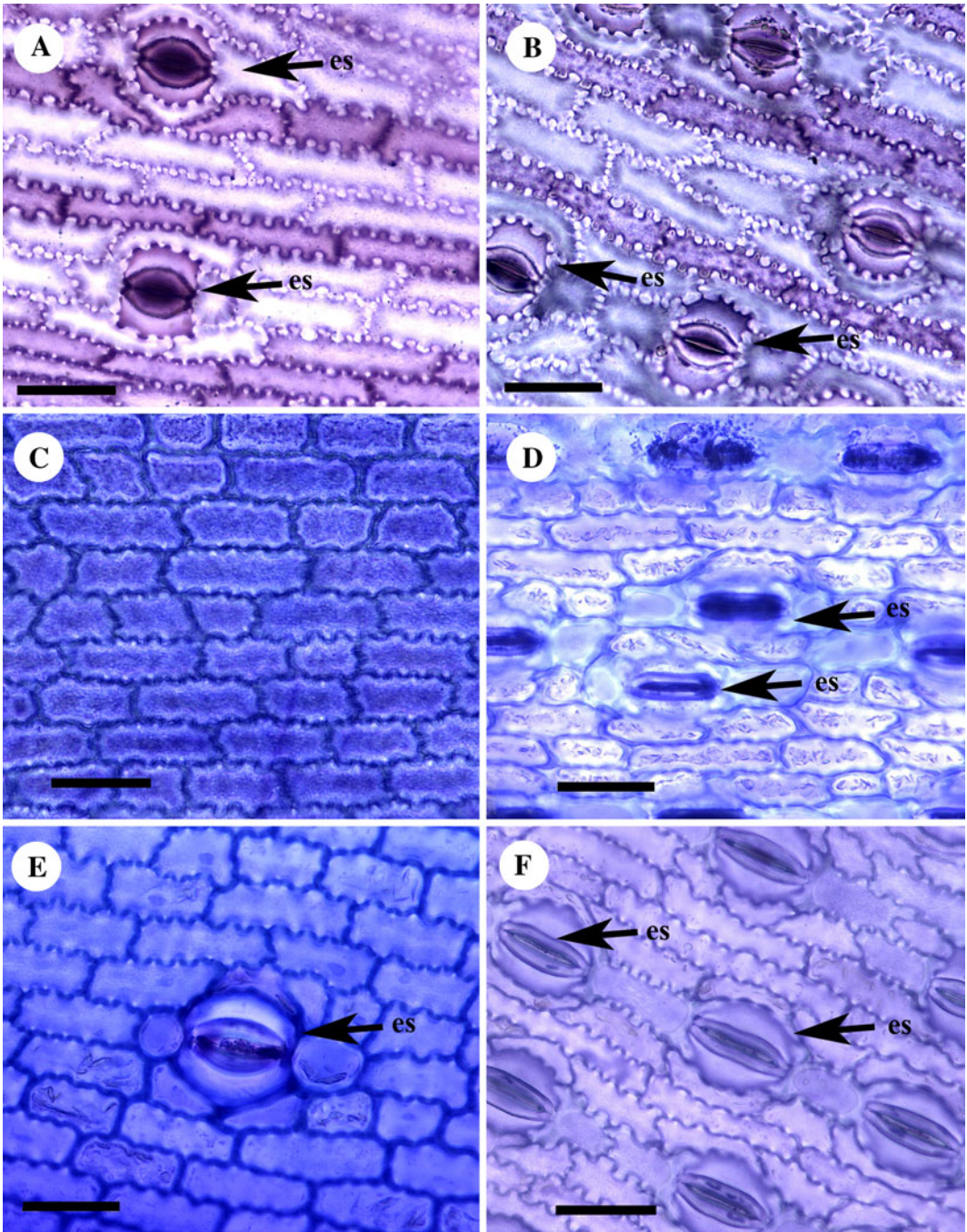


FIG. 6. Vistas paradérmicas. A y B. Epidermis adaxial y abaxial de *Lepidocaryum tenue* (Guevara et al. 84, MY). C y D. Epidermis adaxial y abaxial de *Mauritia carana* (Guevara et al. 63, MY). E y F. Epidermis adaxial y abaxial de *Mauritia flexuosa* (Guevara et al. 49, MY). es: estomas. Barras: 30 μ m.

hacia las oclusivas. Hipodermis con paquetes de fibra más grandes hacia la cara adaxial. Mesofilo bifacial. Parénquima en empalizada compuesto por una a dos capas de células ligeramente alargadas. Parénquima esponjoso con células redondeadas, constituyendo las dos terceras partes del mesofilo. Ausencia de paquetes de fibra no vasculares dispersos en el mesofilo. Haces vasculares ubicados hacia la cara abaxial, los mayores se encuentran conectados a ambas epidermis por células esclerenquimáticas fibrosas y floema dividido en dos porciones. Vena media (Fig. 4C) de contorno romboidal, proyectada hacia ambas epidermis, compuesta por dos haces vasculares grandes, uno arriba del otro, el adaxial de mayor tamaño que el abaxial, este último con posición de los tejidos vasculares casi inversa. Se observaron pocos paquetes de fibras en esta región. Borde foliar (Fig. 5C) más o menos triangular, compuesto por un haz vascular grande y uno pequeño terminal, la hipodermis en esta zona presenta paquetes de fibra con mayor cantidad de células. Vista paradérmica (Fig. 6E, F): Células epidérmicas típicas mayormente rectangulares, con paredes onduladas. Las células abaxiales generalmente más largas que las adaxiales. Estomas con células oclusivas de paredes celulares paralelas, delgadas, forma rectangular. Células subsidiarias onduladas, en la cara abaxial las dos laterales son compartidas con el estoma adyacente, en la adaxial las células subsidiarias laterales son equidimensionales. Cera epicuticular poco evidente.

Mauritiella aculeata (Kunth) Burret.— Sección transversal (Figs. 2A, 3D): Lámina de contorno epidérmico adaxial liso y abaxial papiloso. Las células de la epidermis abaxial son ovaladas, de pared externa convexa y cutícula engrosada. Estomas con células oclusivas y subsidiarias internas por debajo del nivel general de las células típicas, las células subsidiarias externas papilosas se curvan hacia las oclusivas y hacia las subsidiarias internas. Hipodermis de células similares hacia ambas epidermis. Mesofilo bifacial. Parénquima en empalizada compuesto por una o dos capas de células muy alargadas. Parénquima esponjoso compacto con gran cantidad de cloroplastos, ocupando casi la mitad del espesor del mesofilo. Se

observaron pocos paquetes de fibra de 1–2 células dispersos en el mesofilo. Haces vasculares menores dispuestos hacia la cara abaxial, los mayores se encuentran conectados a ambas epidermis, adaxialmente por macroesclereidas dispuestas perpendicularmente a la superficie foliar y abaxialmente por esclerenquima fibroso. El floema se encuentra dividido en dos porciones en los haces vasculares mayores. Vena media (Fig. 4D) de contorno romboidal, compuesta por dos haces vasculares grandes, uno arriba del otro, el adaxial de mayor tamaño que el abaxial. Borde foliar (Fig. 5D) más o menos puntiagudo, compuesto por dos haces vasculares, el más externo es más pequeño que el interno, las células de la hipodermis presentan paquetes de fibra más grandes que el resto de la lámina. Vista paradérmica (Fig. 7A, B): Células epidérmicas típicas adaxiales rectangulares o equidimensionales, de paredes ligeramente onduladas. Células epidérmicas abaxiales rectangulares con paredes rectas. Las células rodeando el aparato estomático son de diversas formas. Estomas con células oclusivas de paredes difícilmente distinguibles, con células subsidiarias de paredes sin ondulaciones, las más externas de forma trapezoidal, las laterales equidimensionales. Cera epicuticular de color amarillo, filiforme-irregular sobre la epidermis abaxial.

Mauritiella armata (Mart.) Burret. — Sección transversal (Figs. 2B, 3E): Lámina de contorno epidérmico adaxial liso y abaxial papiloso. Células de la epidermis abaxial ovaladas, de pared externa convexa más la cutícula engrosada. Estomas con células oclusivas por debajo del nivel de las células típicas y las células subsidiarias se curvan hacia las oclusivas (Fig. 3E). Hipodermis con células de similar tamaño. Mesofilo bifacial. Parénquima en empalizada de dos capas. El parénquima esponjoso bastante compacto, ocupando aproximadamente la mitad del grosor del mesofilo, con células redondeadas, algunas irregulares. Haces vasculares menores hacia la parte central tendiendo hacia la cara abaxial, con vaina interna de varias capas en los haces mayores. En algunos de los haces vasculares menores, las células de la vaina parenquimática hacia la cara abaxial, son alargadas. En los haces vasculares mayores no se evidencia el floema dividido en

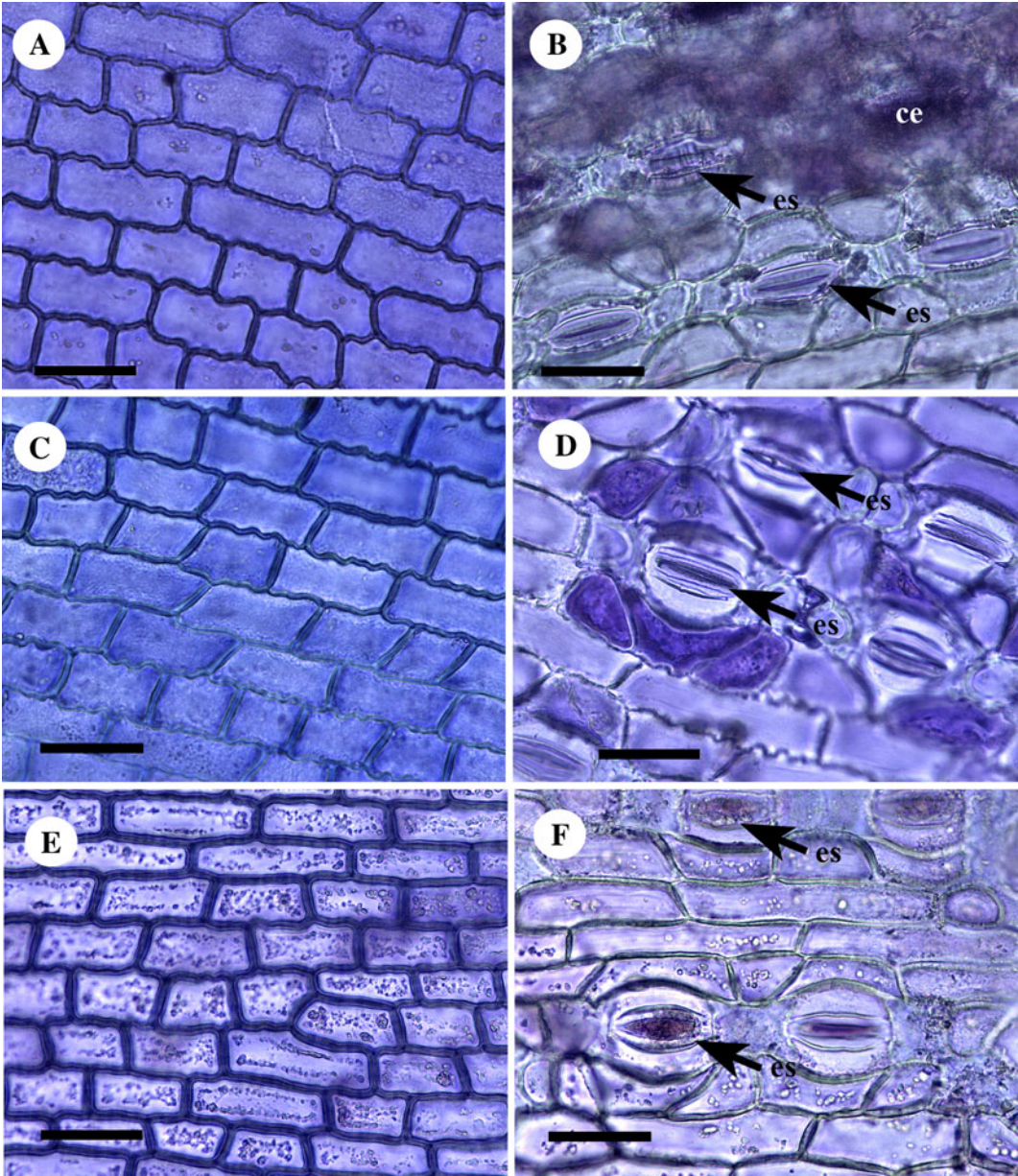


FIG. 7. Vistas paradérmicas. A y B. Epidermis adaxial y abaxial de *Mauritiella aculeata* (Guevara et al. 82, MY). C y D. Epidermis adaxial y abaxial de *Mauritiella armata* (Guevara et al. 67, MY). E y F. *Mauritiella pumila* (Guevara & Lattke 65, MY). ce: cera epicuticular; es: estomas. Barras: 30 μ m.

dos porciones y se encuentran conectados a ambas epidermis por macroesclereidas hacia la cara adaxial y fibras hacia la abaxial. Vena media (Fig. 4E) de contorno romboidal, compuesta por 5–6 haces vasculares centrales, el de mayor tamaño se ubica hacia la cara adaxial, otro mediano en el área central-abaxial y tres o

cuatro pequeños. El haz vascular adaxial presenta floema dividido en dos porciones. Borde foliar (Fig. 5E) de forma más o menos triangular, compuesto por dos o tres haces vasculares, el más externo es más pequeño que el interno, las células de la hipodermis presentan paquetes de fibra más grandes que el

resto de la lámina. Vista paradérmica (Fig. 7C, D): Células epidérmicas típicas adaxiales mayormente equidimensionales, de paredes ligeramente onduladas. Células epidérmicas abaxiales con paredes rectas. Entre las filas de estomas, las células son rectangulares. Las células rodeando el aparato estomático son polimórficas. Estomas con células oclusivas de paredes difícilmente distinguibles, con células subsidiarias con paredes lisas, las más externas con forma trapezoidal, las laterales cortas y papilosas. Cera epicuticular amarillenta de filamentos muy alargados sobre la epidermis abaxial.

Mauritiella pumila (Wallace) Burret.— Sección transversal (Figs. 2C, 3F): Lámina de contorno epidérmico adaxial liso y abaxial papiloso. Las células de la epidermis abaxial son redondeadas, con pared externa convexa y cutícula engrosada, en la epidermis adaxial las células son ovaladas con cutícula más engrosada que en la abaxial. Estomas con células oclusivas por debajo del nivel de las células típicas y las células subsidiarias se curvan hacia las oclusivas (Fig. 3F). Hipodermis con células similares hacia ambas epidermis. Mesofilo bifacial. Parénquima en empalizada de dos a tres capas. El parénquima esponjoso bastante compacto, ocupando aproximadamente la mitad del grosor del mesofilo, con células redondeadas, algunas irregulares. Paquetes de fibra abundantes dispersos en el mesofilo, sobre todo entre las células del parénquima en empalizada. Haces vasculares menores dispuestos hacia la cara abaxial. En los haces vasculares mayores no se evidencia el floema dividido en dos porciones y se encuentran conectados a ambas epidermis por macroesclereidas, pocas veces se observan con esclereidas adaxialmente y fibras abaxialmente. Vena media (Fig. 4F) de contorno romboidal, compuesta por dos haces vasculares grandes, uno arriba del otro, el adaxial de mayor tamaño que el abaxial. Borde foliar (Fig. 5F) más o menos puntiagudo, con cuatro haces vasculares, tres pequeños, dos de los cuales son los más internos y el tercero es el más externo; el cuarto es el de mayor tamaño y se ubica en posición central. Las células de la hipodermis presentan paquetes de fibra más grandes que el resto de la lámina y en el mesofilo se encuentran paquetes de fibra con abundantes células. Vista

paradérmica (Fig. 7E, F). Células epidérmicas típicas adaxiales rectangulares o equidimensionales, de paredes rectas, presencia de pocos estomas hacia el margen foliar. Células epidérmicas abaxiales con paredes rectas, las células papilosas se evidencian sobre todo alrededor del aparato estomático. Entre las filas de estomas, las células son rectangulares. Las células subsidiarias tienen paredes lisas, las más externas tienen forma trapezoidal, las laterales cortas y papilosas. Cera epicuticular amarillenta de filamentos muy alargados sobre la epidermis abaxial.

Discusión

Las hojas del tipo costapalmado, características de la subtribu Mauritiinae, contrastan con el tipo pinnado, el cual es predominante en el grupo de las Calamoideae paleotropicales (Uhl & Dransfield, 1987; Dransfield et al., 2008a). Las características anatómicas observadas en la lámina de *L. tenue* y *M. flexuosa* coinciden con lo señalado por Tomlinson (1961). En sección transversal todas las especies muestran una anatomía similar, a excepción de *L. tenue* que difiere del resto por poseer un mesofilo homogéneo y células epidérmicas con ondulaciones profundas en vista paradérmica. Tomlinson (1961) indica que *Lepidocaryum* sp. y *Mauritia flexuosa* tienen caracteres similares a especies de los géneros *Metroxylon* Rottb. y *Raphia*, a pesar de presentar hojas morfológicamente distintas.

Las hojas de las especies en Mauritiinae se caracterizan por la predominancia de esclerénquima en forma de fibras asociado a los haces vasculares (sobre todo en bordes foliares y vena media) en forma de paquetes dispersos a lo largo de todo el mesofilo (en todas las especies excepto *M. flexuosa*) y en las hipodermis. La presencia de paquetes de fibras no vasculares es una característica que parece ser común dentro de las monocotiledóneas (Esau, 1974), en la lámina foliar de palmas es considerada como una plesiomorfia (Tomlinson, 1959; Horn et al., 2009) y ha demostrado ser útil en la taxonomía de otros grupos neotropicales: *Syagrus* (Glassman, 1972), *Phytelephas* Ruiz & Pav. y *Ammandra* O.F. Cook (Barfod, 1988) y paleotropicales: *Hyophorbe* (Uhl, 1978), y *Tahina* (Dransfield et al., 2008b). La presencia de macroescler-

eidas asociadas con los haces vasculares mayores y en contacto con las células epidérmicas adaxiales, a veces hacia ambas epidermis en *Mauritiella* es un carácter interesante desde el punto de vista taxonómico. Horn et al. (2009) indicaron que estas esclereidas caracterizan tanto a las Calamoideae como a las Nypoideae. En su estudio sobre la estructura y distribución de esclereidas en *Bactris* Jacq. ex Scop., *Daemonorops* Blume, *Eugeissona* Griff. y *Licuala* Wurm, Tomlinson (1959) no reporta esclereidas similares a las encontradas en este estudio. Silva & Potiguara (2008) también reportan esclerénquima, pero en forma de braquiesclereidas dispersas en el clorénquima de la lámina de *Oenocarpus*.

Las venas medias de las hojas en Mauritiinae tienen en común la presencia de dos casquetes de tejido esclerenquimático de varias capas de grosor, separados por pocas células esclerenquimáticas de lumen mayor, rodeando los haces vasculares; esta es una característica reportada por Tomlinson (1990) como un cilindro fibroso completo, que se encuentra únicamente en todas las palmas con hojas pinnadas y en *Lepidocaryum*, *Mauritia* y *Mauritiella*, además señaló que dentro de esta área, los haces vasculares más pequeños frecuentemente están orientados inversamente. En este estudio, se encontró un haz vascular con posición casi invertida en la vena media de *Mauritia flexuosa*.

Otra característica en común entre las Mauritiinae es la presencia de una hipodermis hacia ambas epidermis, compuesta por células parenquimáticas grandes, sin cloroplastos, alternando con pequeños paquetes de fibra, característica relativamente común en las palmas. Dentro de la subfamilia Calamoideae, la hipodermis con estas características se encuentra únicamente en *Metroxylon*, *Plectocomia* Mart. ex Blume y *Raphia* (Tomlinson, 1961). Sin embargo, Horn et al. (2009) encontraron que la presencia de los paquetes de fibras no vasculares presentes en la hipodermis hacia una o ambas caras de la lámina es un carácter ampliamente distribuido en todas las subfamilias actualmente reconocidas dentro de Arecaceae. Las características de la hipodermis en los eófilos de *Mauritia flexuosa* (Henderson, 2006) se corresponden a las encontradas para las Mauritiinae en hojas adultas.

En vista paradérmica, las características de las epidermis de *Mauritia flexuosa* son similares a las encontradas por Passos y Mendoça (2006). Los rasgos de las células típicas y la distribución de los estomas y de los cuerpos de sílice en el mesofilo, coinciden con los encontrados por Henderson (2006) para los eófilos de esta especie; sin embargo, no se observaron células con cuerpos de sílice en las células epidérmicas ni tricomas unicelulares. La epidermis de la subtribu Mauritiinae presenta células de paredes engrosadas en sección transversal (especialmente en *L. tenue*). Las ceras epicuticulares presentan ornamentaciones evidentes en los géneros *Mauritia* y *Mauritiella*, donde inclusive es posible encontrar diferencias entre las especies; sin embargo, las mismas deben ser corroboradas con estudios utilizando microscopio electrónico de barrido.

La lámina de todas las especies es anfiestomática, con mayor cantidad de estomas en la cara abaxial. Los estomas son del tipo tetracítico (Cutter, 1986); sin embargo, Tomlinson (1990) señaló que desde el punto de vista del desarrollo, las células estomáticas en las palmas muestran un arreglo complejo y no corresponden con un arreglo simple tetracítico. Los géneros de la subtribu Mauritiinae muestran diferencias en la forma y ondulación de las células subsidiarias de los estomas y su posición en relación a las células epidérmicas típicas. Se observaron algunas diferencias en las células epidérmicas en vista paradérmica, tales como la ondulación de sus paredes, forma, tamaño y cantidad de deposición de cera en la superficie epidérmica. La sinuosidad y grosor de las paredes de las células epidérmicas de la lámina de *Mauritia flexuosa* demostró ser variable a lo largo de sus fases de desarrollo (Passos & Mendoça, 2006); estas son características que pueden variar con las condiciones ambientales (Roth, 1984). En sección transversal las células epidérmicas abaxiales de *Mauritiella* tienden a presentar paredes externas convexas y en *Mauritia* rectas.

La anatomía foliar de las especies estudiadas no presenta rasgos útiles para su separación a nivel de especie debido a que las pocas particularidades que se encontraron en ellas podrían representar variaciones debidas al ambiente. En el caso de *L. tenue*, no fue posible identificar con certeza la subespecie estudiada, debido a que se colectó en estado vegetativo; sin

embargo, por la cantidad de segmentos foliares y la ubicación geográfica, probablemente se trata de la var. *casiquiarensis*. Es de esperar que no se encuentren grandes diferencias en la anatomía foliar de las distintas subespecies dadas las condiciones relativamente uniformes entre las especies de la subtribu. Tomlinson (1961) señaló que la lámina de las palmas es grande y algunos caracteres anatómicos pueden variar a lo largo de un mismo limbo, además de las variaciones foliares típicas debido al ambiente. Sin embargo, los caracteres anatómicos foliares han demostrado ser de utilidad para la separación de los géneros en la tribu Chuniophoeniceae, ya que cada género presenta caracteres anatómicos foliares diagnósticos (Dransfield et al., 2008b). Los especímenes utilizados en este estudio fueron colectados en ambientes relativamente similares (a excepción de *L. tenue*), por lo que se considera que puede existir una separación taxonómica a nivel genérico confiable utilizando caracteres anatómicos de la lámina foliar tales como: 1) diferenciación del mesófilo, 2) características del parénquima en empalizada y de las paredes celulares epidérmicas, 3) presencia de macroesclereidas en haces vasculares transcurrentes y 4) presencia, cantidad y ornamentación de cera. Estos caracteres apoyan la separación de los tres géneros dentro de la subtribu Mauritiinae y corroboran las filogenias más recientes. Es importante realizar estudios adicionales del resto de los componentes foliares para complementar este estudio; sin embargo, el tamaño y dureza del pecíolo y vaina foliares, lo hacen una tarea difícil. Otro aspecto interesante a considerar en estudios futuros es la anatomía de la lámina foliar en las restantes subtribus de Lepidocaryeae (Ancistrophyllinae y Raphiinae) con el objeto de explorar caracteres sinapomórficos a nivel de toda la tribu.

Los resultados obtenidos sobre la anatomía de la lámina foliar de *Mauritiella pumila* demuestran su pertenencia al género y apoyan lo señalado por Bernal y Galeano (2010) en relación a su afinidad con *Mauritiella armata* sobre todo por no haberse observado el floema dividido en los haces mayores y por las características de la cera epicuticular. Por otra parte, es importante destacar que a pesar de que en este estudio las características anatómicas no son tan contundentes para separar las especies, en *M.*

pumila se encontró que, a diferencia de las otras dos especies, en los haces vasculares mayores existen macroesclereidas hacia ambas caras.

La presencia de cera en la superficie foliar principalmente en la cara abaxial de *Mauritia* y *Mauritiella*, es un aspecto muy conspicuo sobre todo en este último género, debido a que es posible observarla a simple vista y se presenta como una capa blanca o amarillenta que se desprende fácilmente del limbo y que cubre también el pecíolo y la vaina foliar. Las capas de cera han sido reportadas como mecanismos eficientes para la protección contra la desecación (Roth 1984), y para la protección contra microorganismos, utilizando una estrategia exitosa, en la que la adhesión de los patógenos y el humedecimiento con agua son minimizados por la combinación de la rugosidad de las superficies y una fuerte hidrofobicidad causada por la superposición de ceras epicuticulares (Koch & Ensikat, 2007).

Frecuentemente la hipodermis se especializa como tejido almacenador de agua (Lindorf et al., 1985) y se ha sugerido como mecanismo de fotoprotección en las Proteaceae (Jordan et al., 2005). Este tejido es bien desarrollado en especies de palmas que habitan ambientes áridos o en alta exposición solar y podría estar relacionado con la economía hídrica de la hoja (Tomlinson, 1990). Sin embargo, esta última función no se correspondería en el caso de *L. tenue*, ya que habita típicamente en ambientes húmedos del sotobosque. Roth (1984) señaló además, que una hipodermis de células con paredes considerablemente engrosadas contribuye como soporte de los tejidos en épocas de sequía. En las láminas de las Mauritiinae, las células parenquimáticas de la hipodermis no presentan este tipo de engrosamiento de sus paredes; sin embargo, los haces de fibra que alternan con ellas, parecieran cumplir esa función.

Finalmente es importante destacar que este trabajo constituye un aporte al mejor conocimiento de las Mauritiinae desde el punto de vista de su estructura interna vegetativa y sobre todo demuestra que los caracteres anatómicos de la lámina foliar contribuyen a definir en más detalle la sistemática del grupo.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por el Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela PI 01-00-5781-2005. Agradecemos en el Estado Amazonas (Venezuela) a Carlos Gómez, Oscar Gómez, Emiro Cayupare y al Padre Giorgio por su ayuda en las colecciones. Al personal del Laboratorio de Morfoanatomía Vegetal “Profesor Antonio Fernández”, por la colaboración prestada. Al Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, por su colaboración al otorgar el permiso para las colecciones y el apoyo logístico en el proceso de colecta. A los curadores de los herbarios AAU, BM, GH, MY, MYF, P, TFAV y VEN por permitir el acceso a sus colecciones. A la Dra. Flor Henderson y al árbitro anónimo por sus valiosas observaciones. A Nesly Ortega Chávez (USM) por la revisión crítica del manuscrito. La primera autora agradece al Kew Gardens, por conferir la Kew Latin America Research Fellowship (KLARF), igualmente a Bill Baker y Paula Rudall por todo el apoyo brindado en Kew.

Literatura Citada

- Baker, W. J., J. Dransfield, M. M. Harley & A. Bruneau. 1999. Morphology and cladistic analysis of subfamily Calamoideae (Palmae). *In*: Evolution and classification of palms. A. Henderson & F. Borchsenius (eds.). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 83: 307–324.
- & T. Hedderson. 2000a. Phylogeny, character evolution, and a new classification of the calamid palms. *Systematic Botany* 25: 297–322.
- , T. Hedderson & J. Dransfield. 2000b. Molecular phylogenetics of subfamily Calamoideae (Palmae) based on nrDNA ITS and cpDNA *rps16* intron sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14: 195–217.
- , V. Savolainen, C. Asmussen-Lange, M. W. Chase, J. Dransfield, F. Forrest, M. M. Harley, N. W. Uhl, M. Wilkinson. 2009. Complete generic-level phylogenetic analyses of palms (Arecaceae) with comparison of supertree and supermatrix approaches. *Systematic Biology* 58: 240–256.
- Balick, M. 1981. *Mauritiella* (Palmae) reconsidered. *Brittonia* 33: 459–460.
- Barfod, A. 1988. Leaf anatomy and its taxonomic significance in phytelphantoid palms (Arecaceae). *Nordic Journal of Botany* 8: 341–348.
- Bernal, R. & G. Galeano. 2010. Notes on *Mauritiella*, *Manicaria* and *Leopoldinia*. *Palms* 54: 119–132.
- Cutter, E. G. 1986. Anatomia Vegetal. Parte I. Células e Tecidos. 2ª. Edição. Roca. Sao Paulo.
- Dransfield, J., N. W. Uhl, C. Asmussen, W. J. Baker, M. M. Harley & C. E. Lewis. 2008a. *Genera Palmarum*. Second Edition. Kew Publishing, Kew.
- , M. Rakotoarinivo, W. J. Baker, R. P. Bayton, J. B. Fisher, J. W. Horn, B. Leroy & X. Metz. 2008b. A new Coryphoid palm genus from Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156: 79–91.
- Esau, K. 1974. Anatomia das plantas com sementes. Ed. Edgar Blücher. Sao Paulo.
- Glassman, S. 1972. Systematic studies in the leaf anatomy of palm genus *Syagrus*. *American Journal of Botany* 59: 775–788.
- Henderson, A. 1995. *Palms of the Amazon*. Oxford University Press, New York.
- , G. Galeano, R. Bernal. 1995. *Field guide to the palms of Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Henderson, F. M. 2006. Morphology and anatomy of palm seedlings. *The Botanical Review* 72: 273–329.
- Horn, J. W., J. B. Fisher, P. B. Tomlinson, C. E. Lewis & K. Laubengayer. 2009. Evolution of lamina anatomy in the palm family (Arecaceae). *American Journal of Botany* 96: 1462–1486.
- Johansen, D. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York.
- Jordan, G., R. Dillon & P. Weston. 2005. Solar radiation as factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. *American Journal of Botany* 92: 789–796.
- Koch, K. & H. J. Ensikat. 2007. The hydrophobic coatings of plant surfaces: epicuticular wax crystals and their morphologies, cristallinity and molecular self-assembly. *Micron* 39: 759–772.
- Lindorf, H., L. De Parisca & P. Rodríguez. 1985. *Botánica: Clasificación. Estructura*. Ediciones de la Biblioteca. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Moore, H. E. 1973. The major groups of palms and their distribution. *Gentes Herbarum* 11: 27–141.
- Passos, M. & M. Mendoca. 2006. Epiderme dos segmentos foliares de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) em três fases de desenvolvimento. *Acta Amazônica* 36: 431–436.
- Pérez, M. & S. Rebollar. 2003. Anatomía y usos de las hojas maduras de tres especies de *Sabal* (Arecaceae) en la Península de Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical* 51: 333–344.
- Robertson, B. 1978. Leaf anatomy of *Jubaeopsis caffra* Becc. *Journal of South African Botany* 44: 127–141.
- Roth, I. 1984. Stratification of tropical forest as seen in leaf structure. Ed. H. Lieth. Junk, The Hague.
- Silva, R. J. F. & R. C. V. Potiguara. 2008. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae). *Acta Botanica Brasílica* 22: 999–1014.
- Stauffer, F. W. 2000. (Ed.). *Contribución al estudio de las palmas (Arecaceae) del Estado Amazonas, Venezuela*. Scientia Guayanae 10: 1–197.
- Tomlinson, P. B. 1959. Structure and distribution of sclereids in the leaves of palms. *New Phytologist* 58: 253–266.

- . 1961. Anatomy of the Monocotyledons. II. Palmae. Clarendon Press, Oxford.
- . 1990. The structural biology of palms. Clarendon Press, Oxford.
- Uhl, N. W.** 1978. Leaf anatomy in the species of *Hyophorbe* (Palmae). *Gentes Herbarum* 11: 268–283.
- & **J. Dransfield.** 1987. *Genera Palmarum*. Allen Press, Lawrence, Kansas.
- & **Moore, H. E.** 1971. The palm gynoeceium. *American Journal of Botany* 58: 945–992.
- Wessels Boer, J. G.** 1965. Palmae. *In*: J. Lanjouw (ed.), *Flora of Suriname*, 5: 1–172. E. J. Brill, Leiden.